Vestnik zoologii, **36**(5): 47–54, 2002

УДК 591.524.11

ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ И РАЗНООБРАЗИЯ ДОННОГО СООБЩЕСТВА В ПРОЦЕССЕ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

С. А. Мазлумян, Ю. В. Просвиров

Институт биологии южных морей НАНУ, пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина

Получено 11 ноября 2000

Тенденции изменения структуры и разнообразия донного сообщества в процессе его формирования. Мазлумян С. А., Просвиров Ю. В. — Формирование сообществ наблюдали в экспериментальных и природных условиях прибрежных вод западной части Крыма (Черное море). Параллельно с постановкой опытов отбирали пробы бентоса. Изучена динамика показателей разнообразия, видового богатства и выровненности. В период массового развития меропланктона показатели разнообразия выше в экспериментальном сообществе по сравнению с природным биоценозом дна, а показатели богатства видов выше в биоценозе дна. В период невысокой численности меропланктона показатели разнообразия экспериментального сообщества и биоценоза дна близки по значению. Устойчивость структуры эспериментального сообщества определяется сезоном начала колонизации.

Ключевые слова: бентос, структура сообществ, логит-анализ, индексы разнообразия.

Structure and Diversity of Benthic Community During Succession. Mazlumian S. A., Prosvirov Yu. V. — Successional studies were performed under experimental and natural conditions in coastal waters of Western Crimea (Black Sea). The studies involved evaluation of the temporal diversity dynamics, species richness and evenness in experimental and bottom communities. In the period of increasing density of meroplankton, species diversity was higher in the experimental community. However, at the same period, species richness was higher in the bottom community. In the period of low density of meroplankton the diversity of experimental and bottom communities were similar. The season of colonization determined the equilibrium steady-state of experimental community.

Key words: bentos, structure of communities, log-normal plotting method, diversity indexes.

Введение

Песчаные грунты занимают значительную площадь в наиболее продуктивной мелководной части Черного моря. Для них характерны высокие биомасса и численность бентосных организмов. В связи с антропогенным воздействием (добыча песка, дноуглубительные работы) и участившимися в последнее время заморными явлениями, образуются обширные участки относительно безжизненного песчаного дна. Через некоторое время они начинают заселяться бентосными организмами. Для прогнозирования восстановления прибрежной биоты, важно знать скорость заселения таких акваторий, иметь представление о структуре формирующихся сообществ, их устойчивости, направлении сукцессии.

Материал и методы

Экспериментальные работы по формированию донных сообществ на песчаном грунте проведены в море. Параллельно с постановкой опытов отбирали пробы бентоса ручным водолазным дночерпателем (Киселева, 1976) площадью захвата 0,08 м^2 с мешком из мельничного газа № 49. Промывали пробы флотацией через мешок из мельничного газа № 70. До вида определяли полихет и моллюсков. Остальные группы определяли до класса.

Было проведено 2 серии экспериментов по формированию донных сообществ песчаных грунтов. В обоих случаях использовали четырехячеистые каркасы высотой 0,4 м с квадратными ваннами из пищевого полиэтилена. Высота ванн — 10 см, площадь — 1156 см^2. В ванны был насыпан песок слоем 7 см. Для предотвращения смыва верхнего слоя безжизненного грунта ванны перед подъемом накрывали чехлом.

С целью изучения процесса формирования донного сообщества на грунте проведена первая серия экспериментов. Ванны были установлены 24 февраля 1982 г. в районе г. Севастополя в бухте

Песчаная на глубине 13 м. Один раз в месяц ванны вынимали. Срок экспозиции последних ванн, поднятых 30 августа, составил 189 дней. Опыты аналогичного характера были проведены в 2 этапа в Казачьей бухте на глубине 13 м. Первый этап этой серии проводили 29.08–31.10.1985, срок экспозиции ванн — 95 дней. Второй этап опытов проводили 26.09–27.11.1985 — срок экспозиции ванн составил 63 дня.

Процесс формирования представляет собой смену ряда сообществ, отличающихся друг от друга в видовом отношении. Так происходит пока сообщество не достигнет устойчивого состояния (Пианка, 1981). Время, которое необходимо экспериментальному сообществу для достижения устойчивого состояния, позволяет судить о скорости течения сукцессии. Определенную сложность представляет собой констатация этого состояния в эксперименте. Целесообразной представляется формализация постоянно меняющейся видовой структуры экспериментального сообщества и биоценоза дна. В рамках примененного метода логит-анализа состоянию относительного экологического равновесия соответствует логнормальная прямая. Неустойчивые или переходные состояния на графиках выглядят как отклонение от логнормального распределения (Gray, Mirza, 1979). Таким образом, процесс формирования сообщества на логнормальных графиках выглядит как смена переходных состояний состояниями равновесия. Отличие, существующее между состояниями равновесия, состоит в том, что угол наклона графика распределения численности к оси абсцисс будет увеличиваться в каждой последующей серии до того момента, пока формирующееся сообщество не достигнет относительно устойчивого состояния с соответствующей ему видовой структурой (Мазлумян, 1989). О степени устойчивости структуры формирующегося сообщества можно судить по времени, в течение которого не изменяются параметры кривых распределения.

Сравнение структуры сообществ в экспериментальных условиях со структурой биоценоза дна было проведено с помощью логит-анализа. Сопоставление этих результатов с анализом видового состава двух типов сообществ позволило выявить тенденции заселения безжизненных грунтов.

Направление сукцессии изучено с помощью показателей разнообразия (Simpson, 1949; Wilhm, Dorris, 1966; Pielou, 1966). При изучении процесса заселения беспозвоночными твердого субстрата установлено, что на начальных и конечных стадиях эти показатели увеличиваются, а на средних — остаются неизменными (Dean, Connel, 1987 a, 1987 b). Индексы разнообразия не зависят от типа распределения видов в сообществе, если их численность распределена логнормально (Giavelli et al., 1986). Оценки статистического значения индексов разнообразия показали (Cawell, Weinberg, 1986), что наиболее значительным является индекс выровненности (Pielou, 1966), затем индексы Шеннона (Wilhm, Dorris, 1966) и видового богатства (Simpson, 1949). Смысл индекса видового разнообразия состоит в оценке видовой структуры. Состояние его изменений в разные периоды наблюдения позволяет охарактеризовать динамику сложности в процессе сукцессии. Индекс выровненности (Pielou, 1966) характеризует степень равномерности в соотношении численности разных видов, образующих сообщество (Routholge, 1983). Индекс видового богатства (d) показывает, какое количество видов приходится на наблюдаемый логарифм числа особей (Simpson, 1949).

В процессе формирования стабилизируются трофические связи сообщества, т. е. все 3 индекса должны проявлять тенденцию к увеличению, что объясняется повышением эффективности использования заселяемого биотопа (Ryszrowski, 1985). Исключением являются случаи, когда внешние факторы (шторм, течение) нарушают структуру сообщества.

Реультаты

Формирование сообществ в эксперименте 1982 г. происходило в соответствии с описанной многими авторами (McCall, 1977; Pearson, Rosenberg, 1978; Reish, 1963) схемой заселения безжизненных грунтов и совпадало с сезонной динамикой меропланктона. В экспериментальных сообществах в апреле насчитывалось 3 вида, что явно недостаточно для обработки данных методом логит-анализа. Распределение видов по численности (рис. 1) соответствует переходному состоянию, следовательно, сообщество в данный момент имеет неустойчивую структуру.

К концу третьего месяца формирования структура природного сообщества дна достигает состояния равновесия: график распределения видов по численности — прямая (рис. 1). Сформировалось сообщество r-колонизаторов, состоящее из полихет сем. Syllidae и *Polydora ciliata* (Johnston, 1838). Экспериментальное сообщество находится в переходном состоянии, обнаруживая значительное отклонение от логнормального распределения и насчитывает 11 видов бентосных животных. Затем (конец мая — начало июня) на моделях обоих сообществ отмечено соответствие логнормальной модели. Происходит переход от нестабильного сообщества r-колонизаторов к более стабильному сообществу K-колонизаторов, который часто называют точкой экотона (Pearson, Rosenberg,

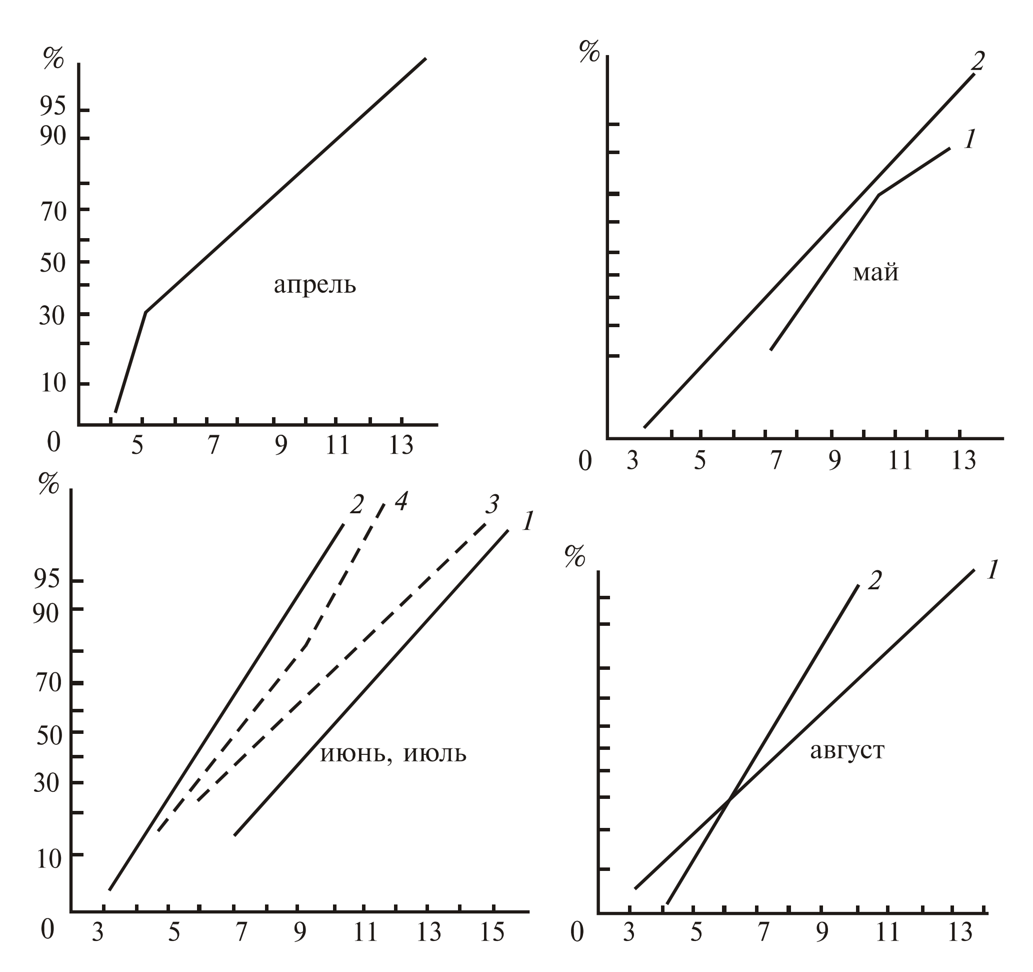


Рис. 1. Логнормальные модели биоценоза дна (*1*, *3*) и экспериментального сообщества (*2*, *4*) в процессе сукцессии (Бухта Песчаная, 1982).

Fig. 1. Log-normal plots of succession for bottom (*1*, *3*) and experimental communities (*2*, *4*) (Peshanaya Bay, 1982).

1978). В планктоне в это время появляются в массовом количестве личинки донных животных. Из сообщества исчезает *P. ciliata* и в большом количестве оседает *Spio filicornis* (Müller, 1776), который становится доминирующим и по численности, и по биомассе.

Анализ параметров логнормальных моделей природных и экспериментальных сообществ показал, что они достигают наибольшего сходства в июне (табл. 1). В экспериментальных сообществах отмечено преобладание обильных видов (рис. 1).

Индексы разнообразия и выровненности выше для экспериментального сообщества в первые 4 месяца формирования (до конца июля) по сравнению с природным биоценозом дна, а индекс видового богатства выше в биоценозе дна. Наблюдаемые различия значений индекса видового богатства могут быть объяснены тем, что в биоценозе дна обильные виды составляют незначительный процент по сравнению с экспериментальным сообществом. Следовательно, количество видов, приходящееся на логарифм числа особей, выше, чем аналогичный показатель для экспериментальных сообществ, где значителен процент обильных видов. С конца июля значение этого индекса становится выше в экспериментальных сообществах (рис. 2).

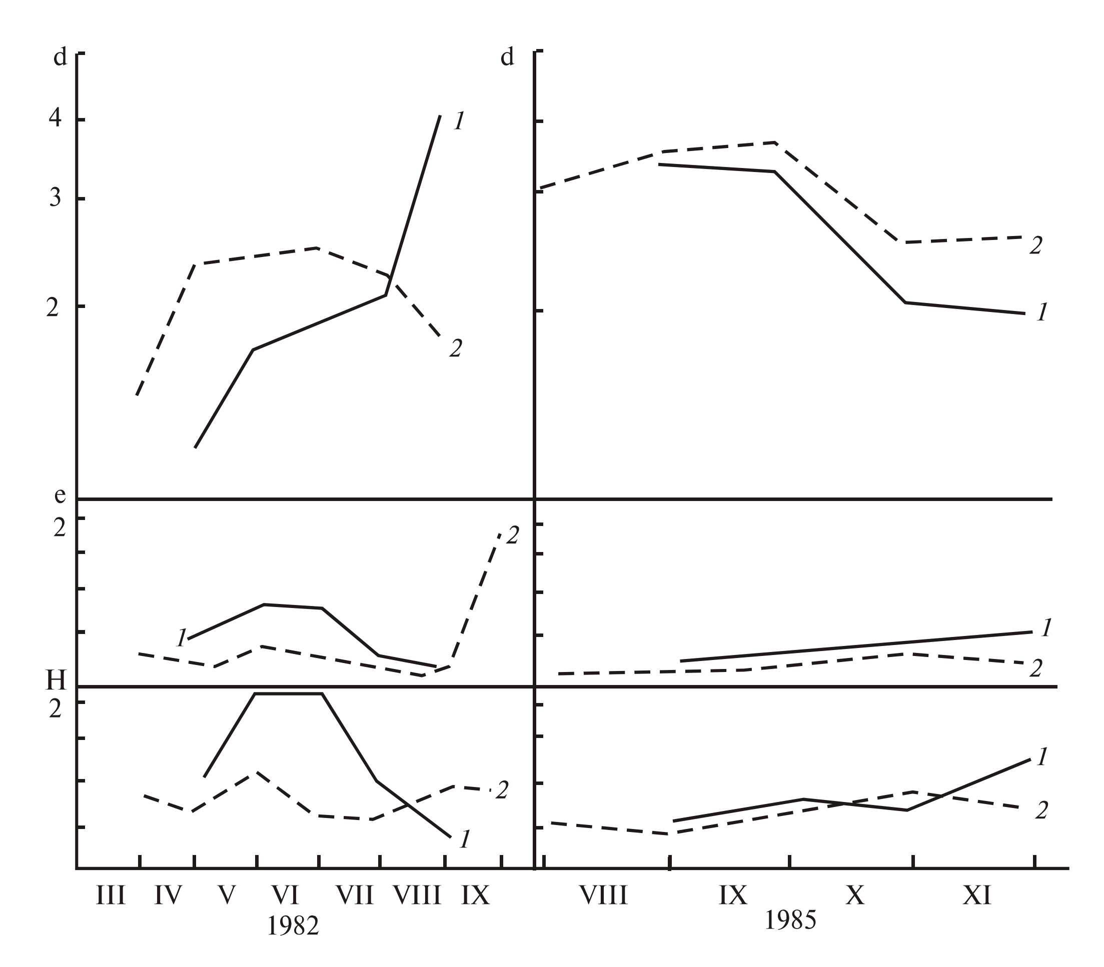


Рис. 2. Изменение индексов: H — видового разнообразия Шеннона-Винера; e — выровненности Пиелу; d — видового богатства Симпсона в процессе сукцессии для экспериментального сообщества (*1*) и биоценоза дна (*2*) (1982, 1985).

Fig. 2. Changes in the H — Shannon-Wiener diversity index; e — evenness by Pielou; d — species richness by Simpson for experimental (*1*) and bottom (*2*) communities in the successional process (1982, 1985).

В 1985 г. ванны первого этапа (29.08–31.10) были выставлены в море в период массового развития меропланктона, и поэтому в отличие от эксперимента 1982 г. формирование сообществ с первых дней шло за счет оседания личинок K-колонизаторов. Распределение видов по численности в экспериментальных и природных сообществах, сформировавшихся в течение первого месяца, соответствует состоянию экологического равновесия (рис. 3), причем параметры структуры экспериментального сообщества и биоценоза дна сходны (табл. 1).

Фаза первоначального доминирования r-колонизаторов, которая является характерной для колонизации рыхлых грунтов (McCall, 1977), в данном случае отсутствовала. Доминировала осевшая молодь K-колонизаторов: *Pitar rudis* (Poli, 1791), *Prionosspio cirrifera* (Wiren, 1883), *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1790). В 1985 г. абсолютная численность r-колонизаторов в экспериментальных сообществах была равна или даже превосходила абсолютную численность r-колонизаторов в таковых в 1982 г. В процессе сукцессии в данном эксперименте сообщества приближаются к природным. Показатели разнообразия и видового богатства обнаруживают близкие значения (рис. 2).

Тенденции, проявляемые показателями разнообразия, в экспериментах 1982, 1985 гг. аналогичны: показатели разнообразия и видового богатства выше на начальных стадиях сукцессии. Более высокий уровень показателей видового

разнообразия экспериментального сообщества объясняется начальными условиями опыта, т. е. наличием незаселенного субстрата.

Таким образом, сукцессия, наблюдаемая на рыхлых грунтах, направлена аналогично сукцессии на твердом субстрате: на первых этапах показатели разнообразия возрастают (Dean, Connel, 1987 a, 1987 b).

Одна из существенных задач изучения процесса формирования сообщества связана с анализом устойчивости его структуры с течением времени. Под устойчивостью будем понимать постоянство значений параметров логнормальных моделей сообщества, характеризующих изменение его структуры в процессе сукцессии (Gluch, 1981).

В сообществах, формирующихся в ваннах, выставленных в бухте Песчаная (1982), к концу третьего месяца экспозиции (в мае) обнаруживается отклонение от логнормального распределения численности (рис. 1). Для сообщества в переходном состоянии характерна неустойчивая структура с дальнейшим изменением видового состава. Только с июня в экспериментальных сообществах переходное состояние сменяется состоянием равновесия, которое сохраняется до конца эксперимента (рис. 1). Угол наклона графиков распределения остается практически постоянным. Таким образом, структура сообществ в ваннах в эксперименте 1982 г. становится устойчивой на четвертый месяц формирования, что совпадает с массовым развитием меропланктона и оседанием личинок на субстрат.

Структура сообществ, формирующихся в ваннах, выставленных в бухте Казачья в 1985 г., аппроксимируется логнормальными графиками, характерными для состояния равновесия (рис. 3). Лишь в ноябре отмечено экспоненциальное распределение видов.

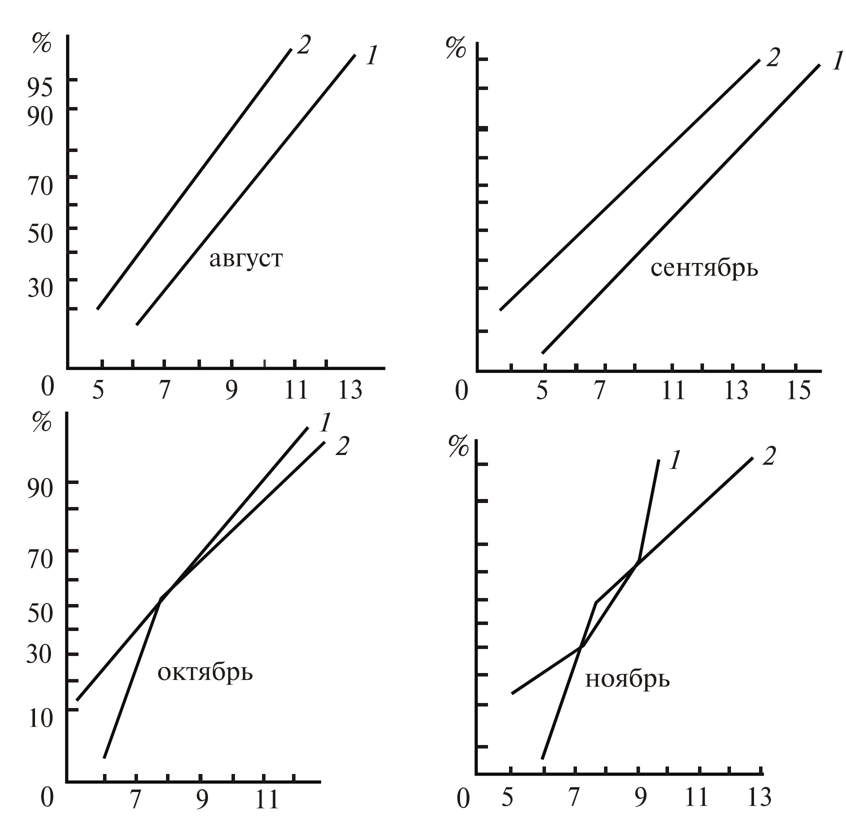


Рис. 3. Логнормальные модели биоценоза дна (*1*) и экспериментального сообщества (*2*) в процессе сукцессии (Бухта Казачья, 1985).

Fig. 3. Log-normal plots of succession for bottom (*1*) and experimental communities (*2*) (Kazachaya Bay, 1985).

Таблица 1. Изменение параметров логнормальных моделей природного биоценоза дна и экспериментального сообщества в процессе сукцессии

Table 1. Parameters of long-normal distribution in the natural and experimental communities in the pocess of succession

Месяц	Донный биоценоз		Экспериментальное сообщество	
	угол наклона	геом. классы	угол наклона	геом. классы
	Бухта Песчаная, 1982 г.			
Апрель	переходное состояние		незначительное число видов	
Май	50°	10	переходное состояние	
Июнь	55°	6	45°	9
Июль	50°	6	50°	7
Август	60°	7	55°	11
	Бухта Казачья, 1985 г.			
Август	53°	7	50°	9
Сентябрь	45°	9	50°	11
Октябрь	переходное состояние		52°	8
Ноябрь	переходное состояние		экспоненциальное распределение	

Таким образом, структура сообществ, формирующихся в течение первого месяца экспозиции, в сезон массового развития меропланктона (июль, сентябрь) и оседания личинок, является устойчивой и остается таковой на протяжении всего эксперимента. В эксперименте 1985 г. структура экспериментальных сообществ оказалась более устойчивой по сравнению со структурой аналогичных сообществ в 1982 г. У моделей экспериментальных сообществ в 1985 г. нет переходных состояний, угол наклона графиков распределения численностей — постоянный. Индекс выровненности в 1985 г. увеличивается, что свидетельствует о росте устойчивости (Pielou, 1966). Сопоставив результаты логит-анализа структуры сообществ в экспериментах 1982, 1985 гг. с сезонным циклом меропланктона, можно сделать вывод о том, что устойчивость первоначального сообщества определяется сезоном начала колонизации, который обуславливает пути заселения субстрата (за счет оседания личинок или миграции взрослых особей).

Обсуждение

Абиотические условия проведенных экспериментов за некоторым исключением сходны с теми, которые существуют в природе, что позволяет судить по полученным результатам о процессе сукцессии на безжизненных акваториях. При изучении процессов формирования сообществ в экспериментальных условиях было установлено, что скорость процесса восстановления биоты на безжизненных участках дна охватывает 4—5 мес периода массового развития меропланктона. К концу этого периода формируются сообщества с устойчивой структурой и достигается сходство с биоценозами, незатронутыми антропогенным воздействием. Наличие относительного структурного сходства между экспериментальным и природным сообществом объясняется рядом причин. Оба сообщества находились в период изучения в процессе сукцессии, причем их состав формировался, в основном, за счет видов, имеющих планктонную личинку. Структура биоценоза дна формировалась в течение более длительного периода по сравнению с экспериментальными сообществами. Ему присуща большая структурно-видовая сложность и более низкие порядки численности.

О направленности процесса сукцессии в сторону формирования устойчивого сообщества свидетельствует рост показателей видового разнообразия (Кобаяси, 1986). На начальных и средних стадиях процесса формирования в экспериментальных сообществах, благодаря микроусловиям опыта, снижен физический

стресс. Более слабый уровень межвидовой конкуренции, присущий и природным безжизненным акваториям, сравним с процессами, происходящими при заселении нарушенных антропогенным воздействием донных участков.

По мере возрастания числа реализуемых биотических взаимодействий (связности) разнообразие в сообществах проявляет тенденцию к снижению (Киселева, 1976; Кобаяси, 1986), что и происходит в экспериментальных сообществах в 1982 г. (рис. 2). В биоценозе дна, где сбалансированность биотических взаимодействий выше, чем в экспериментальном сообществе, для показателей разнообразия характерны менее изменчивые значения, чем в экспериментальных сообществах.

Динамику развития формирующегося сообщества можно прогнозировать, по наблюдениям за изменением его структуры в 1985 г., когда период формирования совпал с периодом массового развития меропланктона. Смена состояний равновесия в течение этого периода приводит сообщество к неустойчивому состоянию. Это можно объяснить тем фактом, что с увеличением сложности структуры сообщества ослабевает его устойчивость (Leps et al., 1982), усиливается межвидовая конкуренция, сокращается площадь свободного субстрата.

Выводы

На основании проведенных исследований процесса формирования сообщества в экспериментальных и природных условиях можно сделать следующие выводы:

1. К концу первого месяца экспозиции экспериментальное сообщество имеет сходную структуру с биоценозом дна: в период с мая по сентябрь, т. е. в сезон массового развития меропланктона.

2. Структура экспериментального сообщества отличается от структуры биоценоза дна в сезон невысокой численности меропланктона, при условии, что формирование началось в период, когда численность меропланктона максимальна.

3. Показатели разнообразия в период массового оседания личинок выше в экспериментальном сообществе по сравнению с биоценозом дна.

4. Показатели разнообразия 2 типов сообщества близки по значению в период невысокой численности меропланктона — это обусловлено преимущественным способом заселения субстрата за счет оседания личинок.

5. Устойчивость экспериментального сообщества определяется сезоном начала колонизации. Более устойчивым является сообщество, формирующееся в период массового развития меропланктона.

Киселева М. И. Структура биоценозов рыхлых грунтов Черного моря : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Севастополь, 1976. — 41 с.

Кобаяси С. Факторы, влияющие на устойчивость биоценоза // Кагун тайгун сэтай кайхо. — 1986. — № 42. — С. 35—47.

Мазлумян С. А. Анализ изменений структуры сообществ бентоса : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1989. — 24 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. — М. : Мир, 1981. — 399 с.

Caswell H., Weinberg J. R. Sample size and sensitivity in defection of community impact // OCEANS 86 Conf. Rec. Wachington, D. C. , Sept 23—25. — New York, 1986. — **3**. — P. 1040—1045.

Dean R. L., Connel J. H. Maine invertebrates in an algal succession. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1987 a. — **109**, N 3. — P. 217—247.

Dean R. L., Connel J. H. Maine invertebrates in an algal succession. Mechanisms linking habitat complexity with diversity // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1987 b. — **109**, N 3. — P. 249—273.

Giavelli G., Rossi O., Sartore F. Comparative evaluation of four species diversity indices related to specific ecological situations // Field Stud. — 1986. — **6**, N 3. — P429—438.

Gluch W. Die Zuverlassigkeit von Ökosystemen // Biophys. Ökologie und Ökosystmforsch. — 1981. — P. 239—248.

Gray J. S., Mirza F. B. A possible method for detection of pollution induced disturbance on marine benthic communies // Mar. Pollut. Bull. — 1979. — **10**, N 1. — P. 142—146.

Leps J., Osbornova-Kosinova J., Rejmanek M. Community stability, complexity and species life history strategies // Vegetation. — 1982. — 50, № 1. — P. 53—63.
Margalef R., Gutierrez E. How to introduce connectance in frame of expression for diversity // Amer. Natur. — 1982. — **121**, N 5. — P. 601—607.
McCall P. L. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound // J. Mar. Res. — 1977. — **35**, N 2. — P. 221—266.
Pearson T. N., Rosenberg R. R. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. — 1978. — **16**. — P. 229—311.
Pielou E. C. The measurment of diversity in different types of biological collectiones // J. Theoret. Biol. — 1966. — **13**. — P. 131—144.
Reish D S. Further study the benthic fauna in a recently constructe at bot harbor in Southern California // Bull. Sth. Acad. Sci. — 1963. — N 62. — P. 23—32.
Routholge R. Evenness indices: are any admissible // Oikos. — 1983. — N 1. — P. 149—151.
Ryszrowski L., Luczynska-Baloniac I. Homestasa ekosystemov // Zesz. Probl. Post. Nauk. Rol. — 1985. — **306**. — P. 105—125.
Simson E. H. Measurement of diversity // Nature. — 1949. — **163**. — P. 688.
Wilhm J L., Dorris T. C. Species diversity of benthic macroinvertebrates in a stream reciving domestic and oil refinery efflements // Amer. Middland Natur. — 1966. — **76**, N 2. — P. 427—429.